云 南 植 物 研 究 2002，24（5）：638～644
Acta Botanica Yunnanica

革苞菊花蜜腺的发育解剖学研究*

马 虹，肖爱军，曹 瑞
（内蒙古大学生命科学学院，内蒙古 呼和浩特 010021）

摘要：革苞菊（*Tugarinovia mongolica*）花蜜腺为筒状，围绕花柱基部着生，属于花柱蜜腺类型。蜜腺中无维管束分布，只具分泌表皮和泌蜜组织。分泌表皮细胞排列整齐，表皮细胞之间分散分布着许多气孔，气孔的孔下室发达。蜜腺基部细胞与花柱维管束相邻。随着蜜腺的发育，泌蜜组织的细胞结构和储藏物质呈规律性变化。原蜜汁的来源主要是由花柱基部维管束提供多糖，经过泌蜜组织加工成蜜汁后，由分泌表皮上的气孔将蜜汁排出体外。同时讨论了革苞菊花蜜腺结构与进化的相关性问题。

关键词：革苞菊；花蜜腺；解剖学
中图分类号：Q 944.58 **文献标识码**：A **文章编号**：0253－2700(2002)05－0638－07

Developmental and Anatomic Studies on the Floral Nectaries in *Tugarinovia mongolica*

MA Hong，XIAO Ai-Jun，CAO Rui
(*College of Life Science*，*Inner Mongolia University*，Hohhot 010021，China)

Abstract：*Tugarinovia mongolica* has a tubular stylar nectary located at the base of the style. The nectary，which lacks special vascular bundleis，is composed of secretory epidermis and nectariferous tissue. Stomata are present in the epidermis and there are well-developed space under them. The basal cells of the nectary are adjacent to the vascular bundle of the style. During the development of nectary，both the structure and content of cell change regularly. The pre-nectar is provided by the vascular bundle at the base of the style. Nectar is formed in nectariferous tissue，and it is excreted from the stoma. The relationship between the structure of the nectary and evolution is discussed.

Key works：*Tugarinovia mongolica*；Floral nectary；Anatomy

革苞菊（*Tugarinovia mongolica* Iljin）为菊科多年生强旱生草本植物。在我国，其分布区仅限于内蒙古乌兰察布盟北部、巴彦淖尔盟北部、伊克昭盟西部的荒漠草原和荒漠地带，是蒙古高原植物区系的特有种。在当地植被组成中占有重要位置。近年来，由于分布区自然条件的变化和人为破坏，使革苞菊种群分布范围日益缩小，个体数量也在减少，1999 年被定为国家重点保护野生植物（国家重点保护野生植物名录，1999）。除胚胎学

* 基金项目：国家自然科学基金项目（No. 3956007）
收稿日期：2001－11－12，2002－07－24 接受发表
作者简介：马虹（1957－）女，河北人，高级实验师，主要从事植物生殖生物学研究。

（马虹，2000）和分类学（赵一之，2000）的研究外，有关革苞菊的其他研究尚未见报道。本文对革苞菊花蜜腺的形态、结构及其发育过程进行了初步研究，可为革苞菊的传粉生物学及物种保护提供基础研究资料。

1　材料和方法

研究材料采自内蒙古巴彦淖尔盟乌拉特中旗，于 1996 ~ 1999 年的 5 月初至 5 月中旬，采集不同发育时期的花，FAA 固定液固定，系列酒精脱水，石蜡包埋，旋转切片机切片。切片厚度 8 ~ 10 μm。铁矾 - 苏木精染色。PAS 反应鉴定多糖，考马斯兰鉴定蛋白质（胡适宜，1990）。Nikon 光学显微镜下观察并照相。另取部分保存在 FAA 固定液中的盛花期的花，去掉花冠筒、花柱，只剩花柱基部的蜜腺，经过脱水、干燥、喷镀后，在日立 S - 530 型扫描电镜下观察并照相。

2　观察结果

革苞菊为头状花序，花全部为管状花。开花时花瓣为乳白色，花单性，雌雄异株，雌花序较雄花序大，子房下位。蜜腺位于花柱基部，新鲜时为绿色，呈筒状环绕在花柱周围，属于花柱蜜腺（图版 Ⅰ：1 ~ 2）。

2.1　革苞菊花蜜腺的形态结构

由于革苞菊为单性花，雄花的相同位置也具类似蜜腺的结构，但在雄花的发育过程中，这种类似蜜腺的结构中所有细胞都不发生变化，表皮和其内部细胞的大小、形状始终都不发生分化（图版 Ⅰ：3）。而雌花的蜜腺则随着大孢子的发育而分化成表面、内部二种不同类型的细胞。由分泌表皮和泌蜜组织组成，泌蜜组织内侧与花柱维管束相邻。分泌表皮由单层细胞组成，细胞长方形，排列紧密，细胞核大，细胞质脓。气孔器分布于表皮细胞之间，气孔由 2 个保卫细胞组成，其下具明显的孔下室。泌蜜组织多层，其细胞呈多边形，细胞排列紧密，胞间隙小，细胞核大，细胞质浓（图版 Ⅰ：4）。扫描电镜观察，蜜腺表面细胞为长柱形，呈纵向整齐排列，气孔分散分布于表皮细胞之间（图版 Ⅰ：5），其顶面观为一筒状构造，可明显见到蜜腺顶部分布着的气孔（图版 Ⅰ：2）。

2.2　革苞菊花蜜腺的发育过程及其营养物质的变化

2.2.1　**孕蕾期**　花蕾早期，在雌花的纵切面上，雌蕊原基刚刚形成时，位于花柱基部的一圈细胞的表皮恢复分裂能力，开始进行垂周分裂（图版 Ⅰ：6）。接着表皮以内的几层细胞也开始分裂分化，从而使花柱基部产生一圈突起（图版 Ⅰ：7）。这些细胞较其周围细胞核大，细胞质浓，为典型的分生组织细胞特点。这个时期的分泌表皮和泌蜜组织还未分化，也没有多糖和蛋白质的积累，此为蜜腺原基（图版 Ⅰ：8）。

2.2.2　**花蕾膨大期**　雌蕊原基由孢原细胞分化发育至大孢子母细胞阶段时，蜜腺原基细胞经过平周和垂周分裂，整个蜜腺体积增大并分化形成分泌表皮和泌蜜组织，并在蜜腺中开始积累少量的淀粉颗粒。气孔的保卫细胞中积累的淀粉颗粒大而密集。花柱细胞中也看到少量淀粉粒，维管束中则具大量可溶性多糖，未见到蛋白质的积累（图版 Ⅱ：9）。从大孢子母细胞减数分裂开始，至二核胚囊形成这一阶段，蜜腺继续长大，淀粉大量增加（图版 Ⅱ：10）。

2.2.3　**花初放期**　雌蕊进一步发育至四核—八核胚囊时，蜜腺中淀粉含量最多，同时开

始出现可溶性蛋白质（图版Ⅱ：11）。这时花柱维管束仍含大量可溶性多糖，其周围细胞中可见到淀粉粒，蜜腺细胞开始出现较大的液泡。

2.2.4 盛花期 此阶段胚囊已发育成熟，是蜜腺泌蜜最旺盛的时期。但在蜜腺中淀粉含量却开始减少，可溶性蛋白质大量增加，气孔保卫细胞中含大量淀粉和可溶性多糖，花柱细胞中仍含淀粉，维管束中仍含大量可溶性多糖，维管束中出现少量淀粉粒和可溶性蛋白质（图版Ⅱ：12）。

2.2.5 花败期 胚囊受精后，蜜腺体积增加到最大，蜜腺细胞中液泡增大，淀粉继续减少，仍含大量可溶性蛋白质。花柱细胞中淀粉较多，花柱维管束中仍含大量可溶性多糖，蛋白质消失（图版Ⅱ：13）。合子分裂至多细胞原胚期，蜜腺细胞变形，细胞质变稀薄，呈退化趋势，分泌表皮与泌蜜组织之间出现大的裂隙。蜜腺细胞中含可溶性蛋白较多，淀粉粒较少，气孔保卫细胞中淀粉粒仍较多。花柱细胞中含少量淀粉粒（图版Ⅱ：14）。

3 讨论

3.1 革苞菊花蜜腺的形态和结构

从革苞菊花蜜腺的发育过程看出，其蜜腺是由分泌表皮和泌蜜组织组成。根据 Fahn（1979）从形态和着生位置对蜜腺的分类，革苞菊花蜜腺应属于花柱蜜腺。又根据 Zimmermann（1932）从结构上对蜜腺的分类，革苞菊花蜜腺又属于结构型蜜腺。Annigeri（1983）认为蜜腺是一种外分泌结构，是植物器官表面的一些细胞转化而成的一种特殊腺体。邓彦斌等（1997）认为群心菜花蜜腺是花托表面的细胞恢复分裂能力，形成了蜜腺原基，属无原始细胞类型。在革苞菊花蜜腺的发育过程中，只看到蜜腺细胞是由花蕾早期花柱基部表层细胞分裂、分化而来，没有发现其自身的原始细胞，因此作者同意 Annigeri 和邓彦斌的观点。Durkee（1981）根据蜜腺成熟时产蜜组织中是否含有淀粉粒而将蜜腺分为淀粉型蜜腺和非淀粉型蜜腺。革苞菊花蜜腺的分泌表皮和产蜜组织中含有淀粉粒，属于淀粉型蜜腺。

3.2 革苞菊花蜜腺的发育特点和泌蜜方式

Cook（1923）和 Fahn（1979）曾指出花蜜泌出存在多种模式，其中一种泌蜜方式是由表皮开放的气孔泌出的（Fahn，1979）。在革苞菊花蜜腺发育早期，淀粉粒在蜜腺中从无到有，由少到多，花初放期时蜜腺细胞中淀粉粒含量最多。盛花期蜜腺泌蜜最旺盛时，蜜腺细胞〗中淀粉含量却开始减少。至花败期，蜜腺细胞中淀粉继续减少。可见，革苞菊花蜜腺中淀粉含量在花发育的各个时期呈规律性的变化。从花蕾膨大期开始，花柱细胞中淀粉粒含量呈上升趋势。花柱微管束中含大量可溶性多糖。气孔保卫细胞膨大并始终含密集的淀粉粒。从以上诸多现象分析，革苞菊花蜜腺的泌蜜方式很可能是母体通过可溶性多糖的方式，通过花柱基部将多糖物质输送给蜜腺的泌蜜组织，经过泌蜜组织加工成蜜汁后，再由分泌表皮上的气孔将蜜汁排出体外。

辛华（1999）在蒲公英中观察到从花蕾露冠期开始，蜜腺细胞中出现蛋白质颗粒。花将开放时，蛋白质积累达到高峰。随着蜜汁的泌出，蛋白质逐渐减少，在停止分泌时完全消失，认为淀粉和蛋白质共同参与了蜜汁的加工、合成。而在革苞菊蜜腺细胞中自始至终都未发现颗粒状蛋白质积累，只是从花初放期开始到花败期，泌蜜组织中出现可溶性蛋白

质。从盛花期蛋白质大量增加到花败期可溶性蛋白质含量最高这一结果与蒲公英存在明显的不同。说明蛋白质在蜜汁的加工、合成中没有起主要作用，而在花败期蛋白质含量增加的现象则有待探讨。

3.3　革苞菊花蜜腺的进化

虽然革苞菊的花为单性花，但在雄花的相同位置也具类似蜜腺的结构，只是这些类似蜜腺的细胞在雄花的发育过程中，表皮和其内部细胞的大小、形状始终都不发生分化，也不具备蜜腺的功能。马虹等（2000）还观察到革苞菊具退化的雌性器官或在胚珠靠上部边缘处分化出似胚囊的几个细胞，内含一至几个核的现象。是否可说明单性花是由两性花的雌性或雄性器官退化而来这一进化趋势。从植物进化的观点分析，尽管革苞菊与蒲公英同属于菊科，从花的结构看出，蒲公英的舌状花却比革苞菊的管状花要进化（汪劲武，1986）。但从革苞菊属与蒲公英属植物蜜腺的构造、泌蜜方式类似这一现象分析，似表现出同一科植物在蜜腺的形态和结构方面不能说明其进化趋势。

〔参　考　文　献〕

汪劲武，1986. 种子植物分类学［M］. 北京：高等教育出版社

国家重点保护野生植物名录（第 1 批）［J］，1999. 植物杂志，**5**：4—11

Annigeri BG，Rudramuniyappa CK，1983. Distribution celluar localization of some histochemical substances in the cyathial nectary of *Euphorbia*［J］. *Beitr Biol Pflanzen*，**58**（3）：393—402

Cook WS，1932. The structure of some nectar glands of lowa honey plants，proc［J］. *Lowa Acad Sci*，**30**：301—329

Durkee LT，Gaal DJ，1981. Reisner W H. The floral and extrafloral nectaries of Passiflora. I. The floral nectary［J］. *Amer J Bot*，**68**：453—462

Deng YB（邓彦斌），Wang H（王虹），Jiang YC（姜彦成），1997. Developmental and anatomic studies on the floral nectaries in *Cardaria draba*［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**19**（3）：275—279

Fahn A，1979. Secretory Tissue in Plants［M］. London：New York and San Franciso：Academic press，51—113

Hu SY（胡适宜），Xu LY（徐丽云），1990. A cytochemical technique for demonstration of lipids，plysacch arides and protein bodies in thick resin sections［J］. *Acta Botanica Sinica*（植物学报），**32**（11）：841—846

Ma H（马虹），Wang YC（王迎春），Cao R（曹瑞），*et al*，2000. The embryological study of *Tugarinovia mongolica* I. megasporogenesis，microsporogenesis and development of gemetophytes［J］. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*（西北植物学报），**20**（3）：461—466

Xin H（辛华），Hu ZH（胡正海），1999. Developmental and anatomical studies of the floral nectaries in *Taraxacum mongolicum*［J］. *Journal of Wuhan Botanical Research*（武汉植物学研究），**17**（1）：58—60

Zhao YZ（赵一之），2000. The classification and its geographycal distribution of *Tugarinovia*［J］. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*（西北植物学报），**20**（5）：873—875

Zimmermann JG，1932. Uber die extrafloealen nektarien der angiospermen［J］. *Bein Bot Zhl*，**49A**：99—196

图版说明

N：蜜腺；E：分泌表皮；St：气孔；Nt：泌蜜组织；Sl：花柱；Vb：维管束；C：花冠；Np：蜜腺原基。

图版 I　1. 革苞菊花蜜腺纵切，示蜜腺呈筒状环绕在花柱周围，×250；2. 扫描电镜照片，去掉花柱后蜜腺的顶面观，示蜜腺的筒状构造，×150；3. 雄花中类似蜜腺的构造（↑），×250；4. 雌花的纵切面，示分泌表皮和泌蜜组织，可见到分泌表皮上的气孔器和孔下室，× 250；5. 扫描电镜照片，示蜜腺表面细胞形状及气孔，×500；6. 孕蕾期花纵切面，示花柱基部表皮细胞正在分裂（↑），×450；7. 孕蕾期花纵切面，由花柱基部表面几层细胞分裂形成突起。（×

400）8．**孕蕾期花纵切面，示蜜腺原基**，×250；

图版 II　9～10．**花蕾膨大期花的纵切面**，×250；11．**花初放期花的纵切面**，×250；12．**盛花期花的纵切面**，×250；13～14．**花败期的蜜腺，蜜腺细胞呈退化趋势**，×250；

Explanation of Plates

N：nectary；E：secretoey epidermis；St：stoma；Nt：nectariferous tissue；Sl：style；Vb：vascular bundle；C：corolla；Np：primoraium of nectary

Plate I　1．Longitudinal section of the floral nectaries in Tagarinovia mongolica，showing the tubular stylar nectary located around the style，×300；2．Scanning electron microscopic photograph of a style devoid，showing structure of the tubular stylar，×150；3．Longitudinal section of the male flower（↑），×300；4．Longitudinal section of the femal flower，showing the secretory epidermis，nectariferous tissue and stoma，×300；5．Scanning electron microscopic photograph，showing the shape and the stoma of the nectaries，×500；6．Longitudinal section of the first stage of preanthesis，Showing the epidermis cell begin to divide（↑），×450；7．Showing the protuberance formed by the division of the base of the style，×400；8．Longitudinal section of the first stage of preanthesis，showing the primordium nectary，×300；

Plate II　9～10．The secong stage of preanthesis，×300；11．At the stage of the early anthesis，×300；12．At the stage of the anthesis，×300；13～14．The nectary at abscission stage of flower，showing the degeneration of nectariferous tissue cells，×300

* *

〔上接 618 页〕

著录各项如下，切勿缺项。具体著录内容为：

期刊：作者，年份．文题［J］．**刊名（外文刊名用斜体，规范缩写，不用缩写点），卷（期）：起止页码。**

在引用国内刊物的文献时，无论其原文是用中文还是英文刊出时，一律用英文形式列出，但原文是中文的需列出作者中文名和中文刊名（用括号排于相应位置）；若原文无英文题目，则仍以中文形式，按姓氏笔划排于文献的最前面。举例如下：

Tang ZC（**汤章城**），2001．Trends in plant physiology at the turn of century［J］．*Acta Phytophysiol Sin*（**植物生理学报**），**27**（1）：1—4

Zhou LH（**周丽华**），Wu ZY（**吴征镒**），2001．Taxonomic revision of *Cotoneaster microphyllus*（Rosaceae）［J］．*Acta Botanica Yunnanica*（**云南植物研究**），**23**（2）：162—168

Cao CY（**曹成有**），Kou ZW（**寇振武**），Jiang DM（**将德明**），*et al*，2000．Interdune duccession in the Kerqin sandy region．*Acta Phytoecologica Sinica*（**植物生态学报**），**24**（3）：262—267

图书：著者，年份．书名［M］．**版次（初版不写）．出版地：出版社，起止页码。**

在引用中文书籍文献时，均用中文形式列出，若引用的是翻译为中文的书籍，也用中文形式列出，并按姓氏笔划排于文献的最前面。

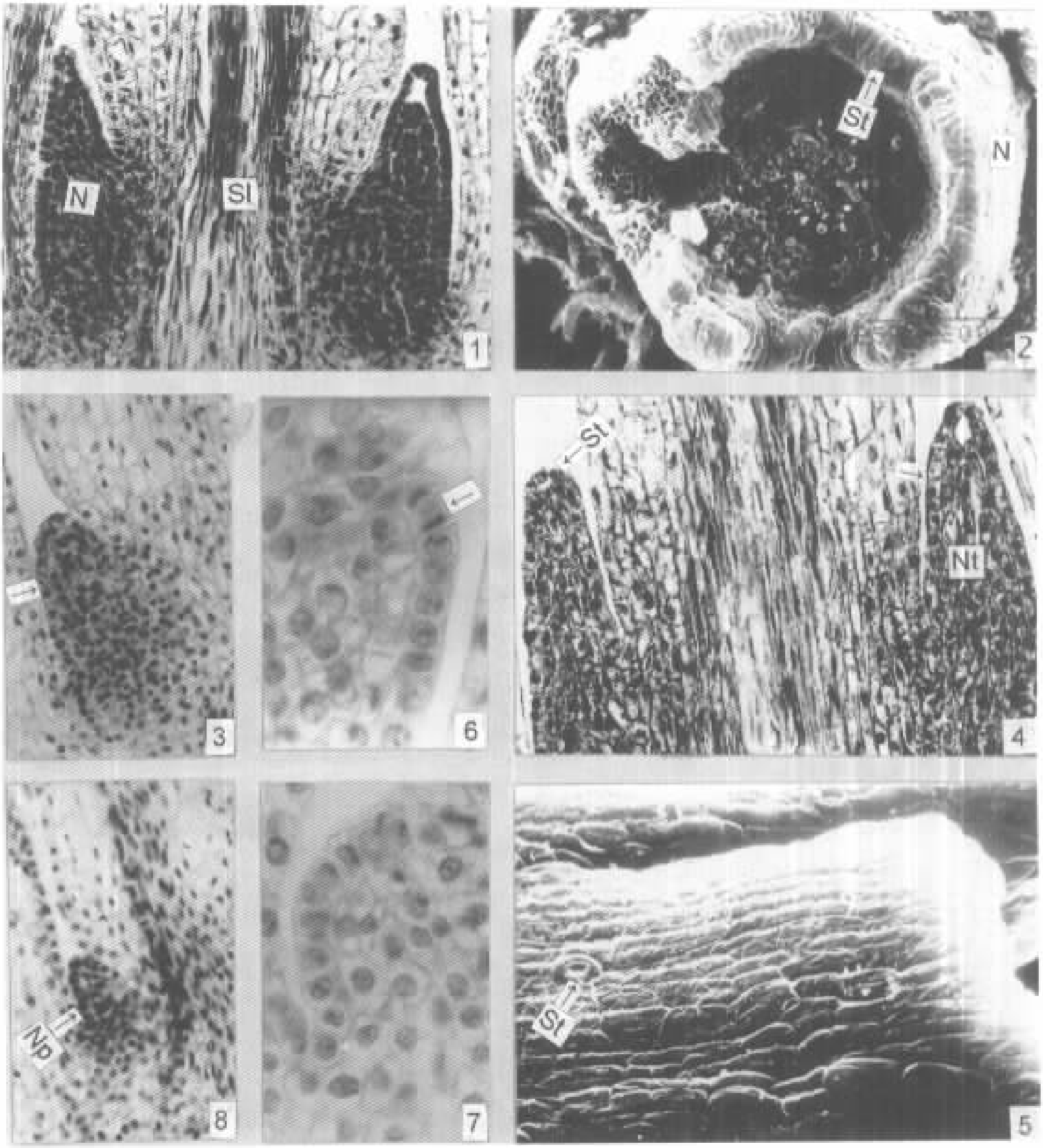
论文汇编、会议文集：著者，出版年．题名［A］．In（**见**）：**原书编者，书名**［C］．**出版地：出版者，起止页码。**

8．**来稿如不符上述要求，本刊编辑部将退请作者修改或重抄后再接受送审，并以符合要求的稿件收到日为收稿日期。**

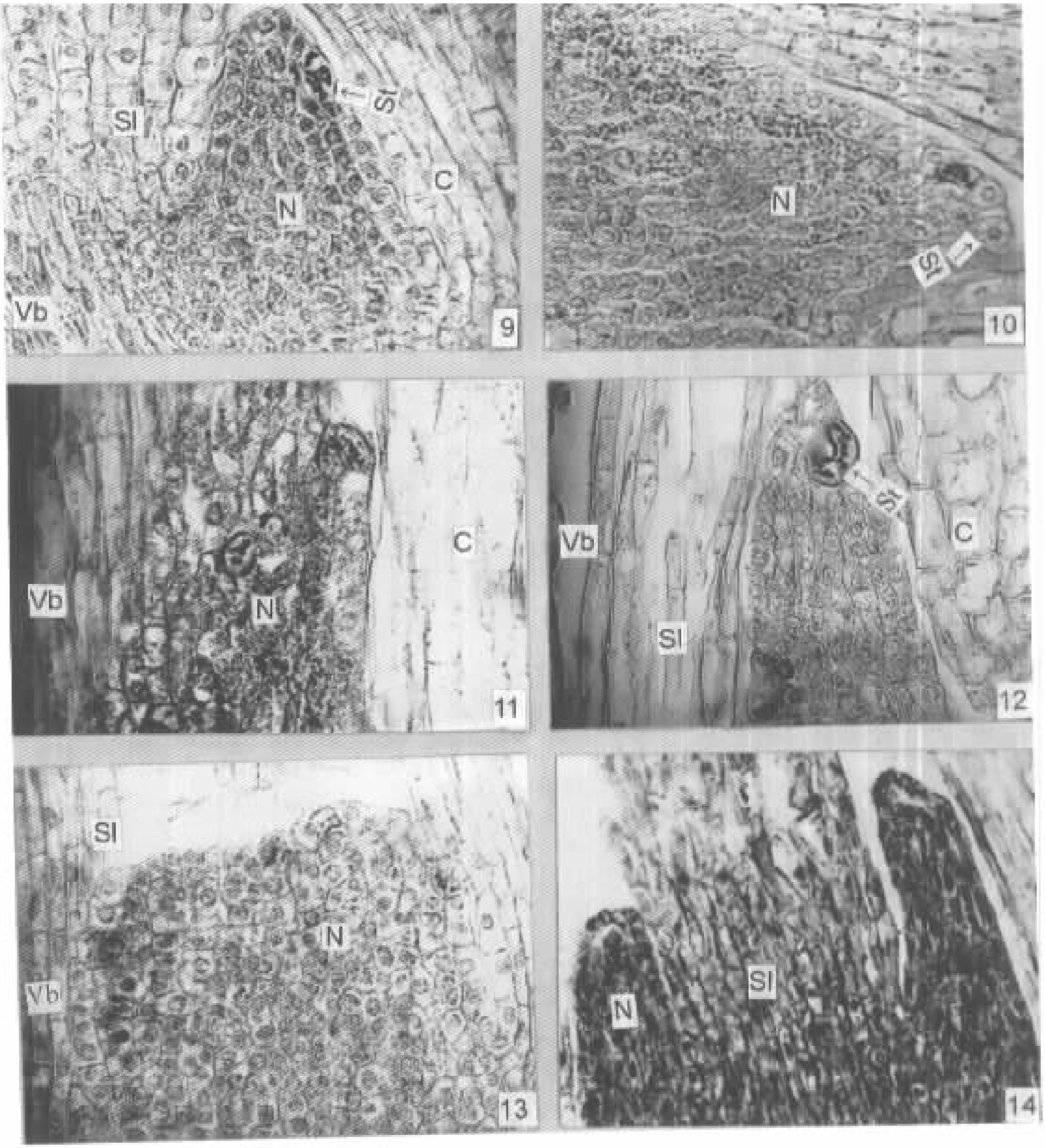
9．**编辑部对录用的稿件在文字上可作必要的修改。稿件处理情况于收稿后** 3～4 **个月内通知作者。凡本刊送审稿件，不论录用与否，均需支付审理费** 80 **元；发表费（版面费、铜版图费）请按通知交纳。稿件一经刊登，酌付稿酬，并赠单行本** 10 **份和样刊** 1 **本。**

10．**来稿请挂号寄：昆明市黑龙潭昆明植物研究所内《云南植物研究》编辑部，勿寄个人。**

邮政编码：650204；**电话**：（0871）5223032，**传真**：（0871）5223163；E－mail：BianJi@mail．kib．ac．cn



马　虹等：　　图版 I　　　　MA Hong *et al*:　Plate　I



马 虹等： 图版 II

MA Hong *et al*: Plate II